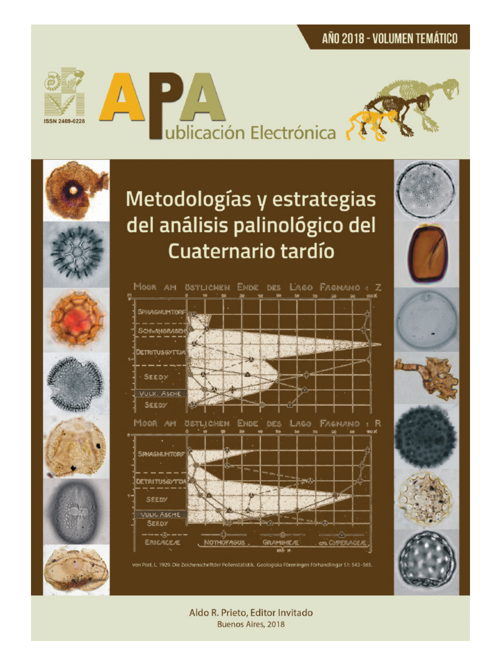


ISSN 2469-0228
www.peapaleontologica.org.ar





ANÁLISIS PALINOLÓGICO ACTUAL Y DEL CUATERNARIO TARDÍO EN LA REGIÓN DE LOS *CAMPOS* (URUGUAY Y SUR DE BRASIL): ESTADO DE LAS INVESTIGACIONES, DIFICULTADES Y POTENCIALIDADES

DOMINIQUE MOURELLE[1]
RENATO B. MACEDO[2]
ALDO R. PRIETO[3]

[1]Universidad de la República, Centro Universitario Regional Este. Ruta nacional n° 9 intersección con ruta n° 15, 27000 Rocha, Uruguay.
[2]Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-graduação em Geociências, Departamento de paleontologia e estratigrafia, Laboratório de Palinologia Marleni Marques Toigo. Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970 Porto Alegre, Brasil.
[3]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.

Para citar este artículo: Dominique Mourelle, Renato B. Macedo y Aldo R. Prieto (2018). Análisis palinológico actual y del Cuaternario tardío en la región de los *Campos* (Uruguay y sur de Brasil): estado de las investigaciones, dificultades y potencialidades. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18 (2): 156–170.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.28.05.2018.258

DESPLAZARSE HACIA ABAJO PARA ACCEDER AL ARTÍCULO

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar

ISSN 2469-0228
APA Publicación Electrónica
Año 2018 - 18(2): 156–170
ARTÍCULO

ANÁLISIS PALINOLÓGICO ACTUAL Y DEL CUATERNARIO TARDÍO EN LA REGIÓN DE LOS *CAMPOS* (URUGUAY Y SUR DE BRASIL): ESTADO DE LAS INVESTIGACIONES, DIFICULTADES Y POTENCIALIDADES

DOMINIQUE MOURELLE[1], RENATO B. MACEDO[2] Y ALDO R. PRIETO[3]

[1]Universidad de la República, Centro Universitario Regional Este. Ruta nacional n° 9 intersección con ruta n° 15, 27000 Rocha, Uruguay. *domodica@gmail.com*

[2]Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-graduação em Geociências, Departamento de paleontologia e estratigrafia, Laboratório de Palinologia Marleni Marques Toigo. Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970 Porto Alegre, Brasil. *renato.backes.macedo@gmail.com*

[3]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. *aprieto@mdp.edu.ar*

Resumen. Los *campos* constituyen una de las regiones de los pastizales del Río de la Plata que se extiende en Uruguay y en la porción meridional de Rio Grande do Sul (Brasil), cuya potencialidad para realizar estudios palinológicos aún está escasamente explorada. En este trabajo se revisa y analiza el estado actual de las investigaciones palinológicas actuales y fósiles en la región de los *campos.* Se discuten los modelos de la relación polen-vegetación actual como análogo moderno y se sintetiza la información proveniente de los registros polínicos fósiles. La integración de estos resultados y la utilización de los modelos actuales para interpretar las secuencias fósiles permitieron realizar una reconstrucción preliminar de la historia de la vegetación de la región de los *campos* durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno. Los cambios de la vegetación fueron relacionados con forzantes abióticos (cambios en el nivel relativo del mar o en las condiciones climáticas) y bióticos (antrópicos), y se postulan posibles rutas de migración de distintos taxones y vinculaciones de los *campos* con otras regiones fitogeográficas. Finalmente se discuten las potencialidades de la región de los *campos* para los estudios palinológicos, las dificultades que frecuentemente se presentan para la integración de la información y se puntualizan aquellos aspectos que podrían considerarse en futuros trabajos para realizar interpretaciones más ajustadas de la información paleoecológica disponible.

Palabras clave. Análisis polínico. Pastizales del Río de la Plata. Bosques. Pleistoceno. Holoceno.

Abstract. MODERN AND LATE QUATERNARY PALYNOLOGICAL ANALYSIS IN THE *CAMPOS* REGION (URUGUAY AND SOUTHERN BRAZIL): STATUS OF INVESTIGATIONS, DIFFICULTIES AND POTENTIALITIES. The *campos* constitute one of the regions of the Río de la Plata grasslands which extends in Uruguay and southern Rio Grande do Sul (Brazil), whose potentiality for carrying out palynological studies is still scarcely explored. This paper reviews and analyzes the current state of modern and fossil palynological research in the *campos* region. The potential use of modern pollen-vegetation relationship models as modern analogues is discussed and the information obtained from fossil pollen records is synthesized. The integration of these results and the use of modern pollen-vegetation relationship models to interpret fossil sequences allowed the preliminarily reconstruction of the vegetation history of the *campos* region during the late Pleistocene and Holocene. Vegetation changes were related to abiotic (relative sea level changes or climatic conditions) and biotic (anthropogenic) forcing factors, and possible taxa migration routes and links between the *campos* and other phytogeographic regions were postulated. Finally, the potentialities of the *campos* region for palynological studies are discussed, as well as the difficulties that frequently arise for the integration of the information and also those aspects that could be considered in future works to make more accurate interpretations of the available paleoecological information.

Key words. Pollen analysis. Río de la Plata grasslands. Forests. Pleistocene. Holocene.

Los pastizales son uno de los biomas terrestres naturales que, a escala global, comprenden un área estimada de 39 millones de km^2, lo que equivale a una cuarta parte de la superficie terrestre (Costanza *et al*., 1997). Los Pastizales del Río de la Plata (PRP) se extienden entre los 28° y 38°S (Soriano, 1991); cubren una superficie de *ca*. 750.000 km^2 (Bilenca y Miñarro, 2004) en las planicies del centro-este de la Argentina, Uruguay y sur de Brasil (Fig. 1) y constituyen una de las áreas de mayor riqueza de especies de gramíneas a nivel mundial (Soriano, 1991; Bilenca y Miñarro, 2004).

Aunque esta región es considerada generalmente como fisonómica y topográficamente uniforme, se la ha subdividido en dos regiones, denominadas *pampas* y *campos* (Burkart, 1975; Soriano, 1991) (Fig. 1). La región de los *campos* en Rio Grande do Sul (RS) suele ser denominada "bioma Pampa" (IBGE, 2004), pero este término es controvertido porque se confunde con la región de las *pampas* de los PRP (*e.g.*, Ab'Sáber, 2005; Overbeck *et al.*, 2007). La precisión en la

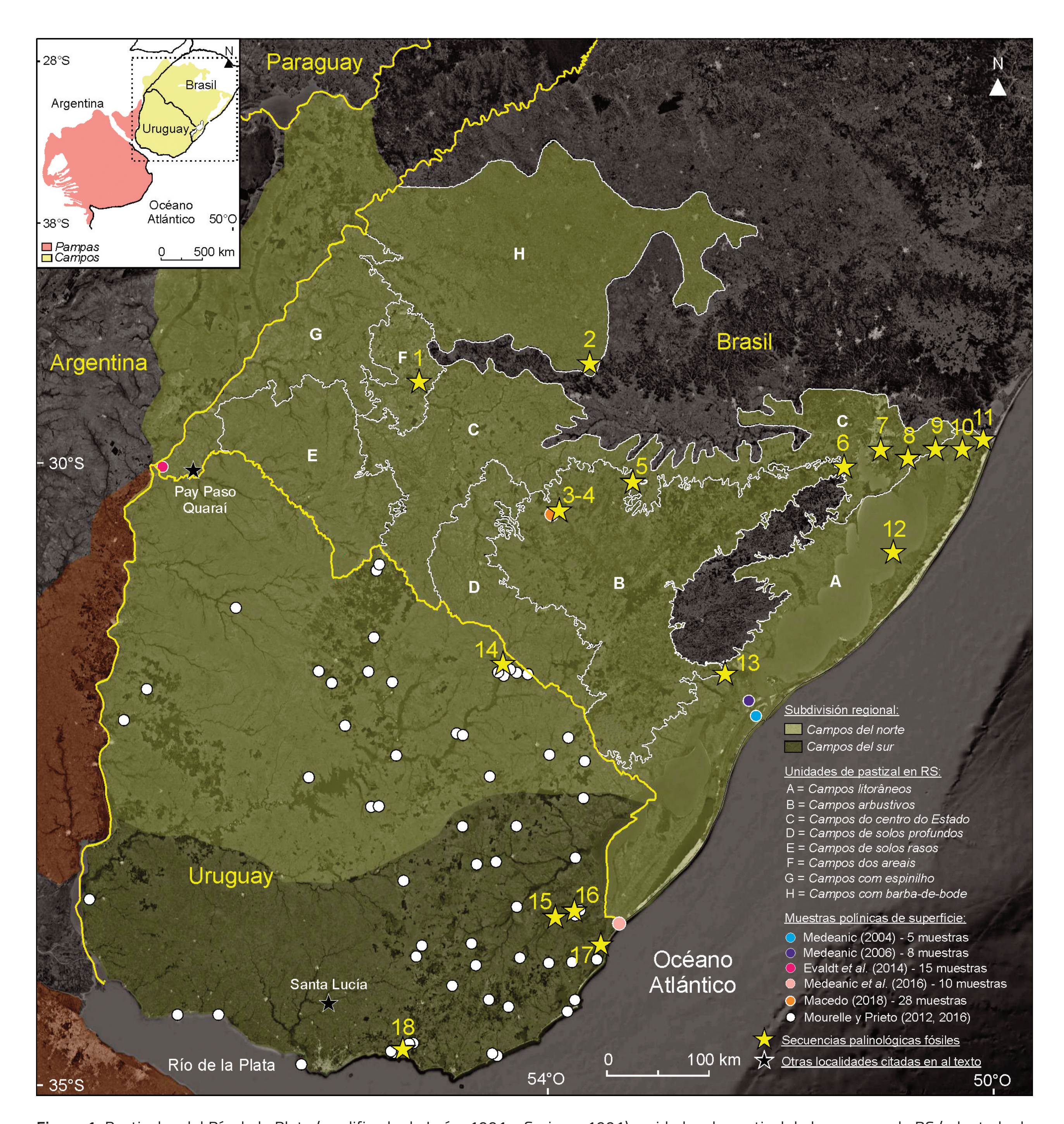


Figura 1. Pastizales del Río de la Plata (modificado de León, 1991 y Soriano, 1991), unidades de pastizal de los *campos* de RS (adaptado de Hasenack *et al.*, 2010), y ubicación de las muestras polínicas superficiales, de las secuencias palinológicas fósiles y de los sitios mencionados en el texto. Referencias de las secuencias palinológicas fósiles en la Tabla 1. Captura de imagen de *Google Earth*, 2017.

terminología utilizada en los trabajos es particularmente confusa para Brasil, donde es frecuente que se refieran a los "campos" no solo como a la vegetación de los PRP (*sensu* Soriano, 1991) sino también a la que se desarrolla en los biomas Mata Atlántica (campos de altitud *versus* bosques de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze) y Cerrado. En consecuencia, en este trabajo nos referiremos estrictamente como *campos* a la vegetación dominada por pastizales que se desarrolla en Uruguay y en la porción meridional de RS, predominantemente (Fig. 1).

Esta región presenta una notable continuidad geológica entre Uruguay y el sur de RS, que se manifiesta en las características geomorfológicas y edáficas (Chebataroff, 1960) que operan como vías de conexión florística condicionando la distribución de muchas especies vegetales, principalmente las arbóreas y arbustivas, y permite que algunas alcancen el límite sur de su distribución natural en Uruguay (Brussa y Grela, 2007). En la región de los *campos* hay una elevada importancia relativa de especies leñosas que disminuyen gradualmente de norte a sur, una de las características que permitió su subdivisión regional en *campos del norte* y *campos del sur* (León, 1991) (Fig. 1).

Los pastizales ocupan el 65% de la superficie de Uruguay (MGAP-DIEA, 2011) y el 63% de RS (IBGE, 2004), y se desarrollan en relieves llanos o levemente ondulados, en colinas, lomadas y cerros (del Puerto, 1987; Boldrini, 2009; Hasenack *et al.*, 2010; Lezama *et al.*, 2011) (Fig. 2). Los *campos del norte* presentan un predominio de gramíneas de las tribus Andropogoneae y Paniceae (*e.g.*, *Andropogon*, *Axonopus*, *Paspalum* y *Schizachyrium*), mientras que las especies de "flechillas" (*e.g.*, *Piptochaetium* y *Stipa*) son más frecuentes en los *campos del sur* (León, 1991).

Diferenciación de los pastizales en la región de los campos

Lezama *et al.* (2011) identificaron diferentes unidades de pastizal en la vegetación de los pastizales naturales de los *campos* de Uruguay, asociadas principalmente con la variación macro topográfica y edáfica a escala de paisaje y no con las variables climáticas. Estas descripciones a escala regional están limitadas por incompatibilidades metodológicas, lo que dificultó la adopción de una clasificación para estudiar las relaciones polen-vegetación (Mourelle y Prieto, 2012). Por esa razón, en este trabajo se sigue la propuesta de Mourelle y Prieto (2012) de clasificar la flora de los *campos* de Uruguay en tipos de vegetación o comunidades.

En cambio, los *campos* de RS fueron divididos por Boldrini (2009); Boldrini *et al.* (2010) y Hasenack *et al.* (2010) en distintas "unidades de pastizal" a escala regional: *campos litorâneos*, *campos arbustivos*, *campos do centro do Estado*, *campos de solos profundos*, *campos de solos rasos*, *campos dos areais*, *campos com espinilho* y *campos com barba-de-bode* (Fig. 1). Para ello consideraron las características de la composición y estructura florística en los remanentes de pastizales naturales, así como los aspectos geomorfológicos y pedológicos. A su vez, distintos tipos o comunidades de pastizales se diferenciaron en relación con la disponibilidad hídrica del sustrato. Bajo condiciones de déficit hídrico se desarrollan los *campos rupestres* y *secos*, mientras que en áreas con drenaje insuficiente lo hacen los *campos úmidos* y *pantanosos* (*brejosos*) (Fig. 2.1–4; Setubal y Boldrini, 2012; Silva-Filho *et al.*, 2017).

Las denominaciones de las diferentes "unidades de pastizal" de RS se mantienen en este trabajo con el solo objetivo de ubicar en cuáles de ellas se han realizado estudios polínicos actuales y fósiles (Fig. 1). Los trabajos sobre la relación polen-vegetación actual en este territorio son escasos, y aún no es posible demostrar si estas unidades de pastizal pueden diferenciarse por medio de los espectros polínicos de muestras superficiales.

En la región de los *campos*, además de los pastizales, regionalmente dominantes, se desarrollan diferentes tipos de vegetación o comunidades definidas a partir de la fisonomía dominante. Así, en ambientes con mayor contenido de humedad, como en los márgenes de los cursos de agua que frecuentemente atraviesan los *campos*, se desarrollan bosques ribereños o *matas de galería* (Fig. 2.5); en las serranías con suelos poco profundos, alto grado de rocosidad y déficit hídrico se desarrollan los bosques serranos o *matas de encosta* (Fig. 2. 6), mientras que en pequeñas áreas favorecidas con humedad se desarrollan bosques pantanosos o *capões de mato* (Fig. 2.7); en zonas de suelos arenosos se desarrollan bosques psamófilos o *matas de restinga arenosas* (Fig. 2.8), matorrales costeros espinosos (Fig. 2.9) y de "Candela" (*Dodonaea viscosa* Jacq.) (Fig. 2.10); y en zonas costeras con suelos mal drenados lo hacen las *matas de restinga paludosas* (Fig. 2.11). En determinadas regiones se desarro-

lla un estrato arbóreo de baja cobertura, frecuentemente dominado por un único taxón cuyos individuos crecen lo suficientemente separados entre sí lo que permite la expansión de un estrato herbáceo de tipo pastizal. Estas formaciones se conocen como bosques de parque o *vegetação parque*. En particular, cuando el taxón dominante es *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger se denominan espinillares o *campos com espinilho* (Fig. 2.12), y palmares cuando dominan individuos de *Butia* sp. (Fig. 2.13). En terrenos con drenaje insuficiente y con mayor o menor acumulación de agua también se desarrollan bañados (Fig. 2.14), pajonales (Fig. 2.15) y turberas (Fig. 2.16).

La vegetación de los *campos* fue modificada en sus características florísticas y estructurales desde el arribo de los europeos en el siglo XVI. El impacto creciente de la actividad agro-ganadera como el desarrollo urbano y turístico ha perjudicado tanto la biodiversidad como los servicios ecosistémicos de los pastizales (Gautreau, 2014; Andrade, 2015; Modernel *et al.*, 2016). Sin embargo, aún existen varias áreas donde los pastizales no están alterados o están poco modificados. Estas han sido señaladas como áreas valiosas que deberían preservarse por su gran biodiversidad y su buen estado de conservación (Bilenca y Miñarro, 2004). Por lo tanto, estas áreas son ideales para realizar estudios

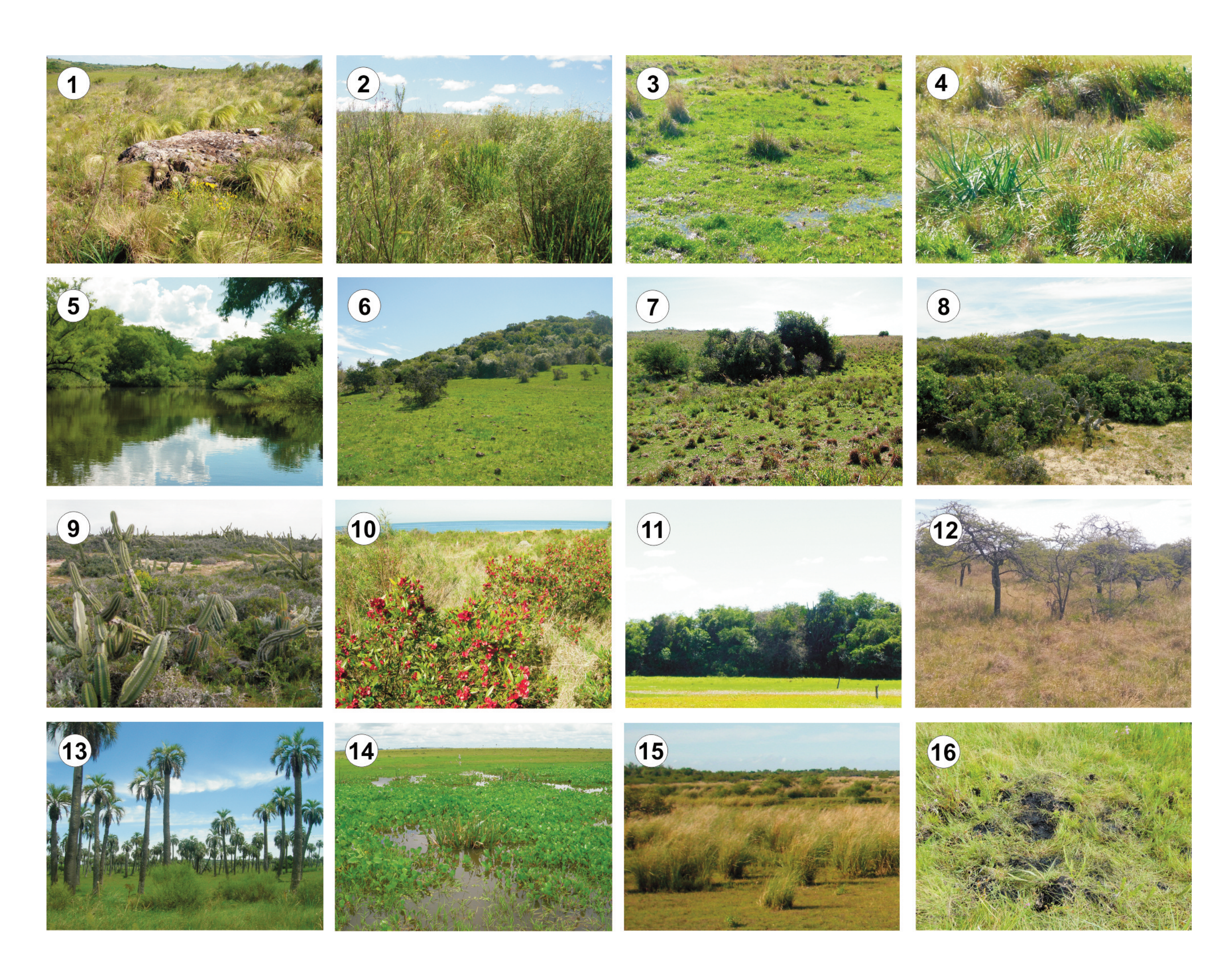


Figura 2. Diferentes tipos de vegetación de la región de los *campos*; **1,** Pastizal *campos rupestres*; **2,** Pastizal *campos secos*; **3,** Pastizal *campos úmidos*; **4,** Pastizal *campos pantanosos* (*brejosos*); **5,** Bosques ribereños o *matas de galería*; **6,** Bosque serrano o *matas de encosta*; **7,** Bosques pantanosos o *capões de mato*; **8,** Bosque psamófilo o *matas de restinga arenosa*; **9,** Matorral costero espinoso; **10,** Matorral costero de "Candela"; **11,** *Matas de restinga paludosa*; **12,** Espinillares o *campos com espinilho*; **13,** Palmares; **14,** Bañado de agua dulce; **15,** Pajonales; **16,** Turberas. Foto 12: P.J.S. da Silva-Filho y Foto 16: V. Ribeiro.

de la relación polen-vegetación actual y obtener secuencias polínicas fósiles. La información temporal aportada por los estudios palinológicos provee una visión de largo tiempo de la dinámica de las comunidades y el desarrollo de los ecosistemas y tiene un importante rol en la ecología, el desarrollo de estrategias de conservación y de gestión de los *campos*.

El objetivo de este trabajo es revisar y analizar el estado actual de las investigaciones palinológicas en la región de los *campos* integrando los resultados obtenidos por diferentes autores. Para alcanzar este objetivo, en primer lugar se discuten los modelos de la relación polen-vegetación actual como análogos para interpretar las secuencias polínicas fósiles. En segundo lugar se sintetiza la historia de la vegetación durante el Cuaternario tardío obtenida a partir del análisis polínico. Finalmente se discuten las dificultades que frecuentemente se presentan para la integración de la información palinológica y las potencialidades de la región de los *campos* para los estudios polínicos.

Relación polen-vegetación actual en la región de los **campos***: un análogo para interpretar los registros fósiles*

El análisis de la relación polen-vegetación a escala regional en la región de los *campos* de Uruguay permitió caracterizar los principales tipos de vegetación o comunidades a partir de las asociaciones polínicas (Mourelle y Prieto, 2012, 2016) (Figs. 1, 3). Los análisis estadísticos mostraron una buena correspondencia entre las asociaciones polínicas de muestras superficiales y los diferentes tipos de vegetación (Fig. 3.1). Esta diferenciación de las asociaciones polínicas respondió principalmente a la dominancia de algún tipo polínico en particular (Poaceae en los pastizales, *Dodonaea viscosa* en matorrales costeros de "Candela"), o a la presencia de tipos polínicos claves (tipos polínicos higrófilos en los bosques ribereños).

Los estudios de la relación polen-vegetación en los *campos* de RS están limitados a unas pocas unidades de pastizal (Fig. 1). Para la unidad de los *campos arbustivos*, Macedo (2018) realizó un estudio cuantitativo de la vegetación y del polen (Fig. 1). Esto permitió diferenciar tres tipos de pastizales por medio de las asociaciones polínicas (*campos rupestres*, *campos secos*, y *campos úmidos* y *pantanosos*), y separarlos de las *matas de galería* y *capões de mato* (Fig. 3.2). La división de estos tipos de pastizales en los espectros polínicos respondió a la co-dominancia de Poaceae y Asteraceae subf. Asteroideae, asociados con Rubiaceae, en los ambientes con menor disponibilidad hídrica (Fig. 2.1–2), y menores proporciones de estos dos últimos en ambientes con drenaje insuficiente (Fig. 2.3–4). Menores frecuencias relativas de Asteraceae subf. Asteroideae y mayores de Asteraceae subf. Cichorioideae permitieron identificar a los *campos secos* y diferenciarlos de los *campos rupestres*. El predominio de taxones higrófilos (*Cephalanthus glabratus*), mesófilos (Myrtaceae, *Myrsine*, *Sebastiania*) y mesófilos-subxerófilos (*Lithraea*/ *Schinus*) caracterizó a las *matas de galería* y *capões de mato*. En particular, en los *campos arbustivos* de São Gabriel, las altas proporciones de Cyperaceae en los *campos úmidos* y *brejosos* no influyeron en la caracterización regional de los *campos*, ya que reflejaron solamente condiciones locales de mayor o menor humedad.

Por otra parte, algunas muestras polínicas superficiales fueron analizadas para las unidades *campos litorâneos* (Medeanic, 2004, 2006; Medeanic *et al.*, 2016) y *campos com espinilho* (Evaldt *et al.*, 2014) (Fig. 1). En términos generales, estos análisis mostraron cierta correspondencia entre la composición florística y los conjuntos polínicos. En los *campos litorâneos* dominan Cyperaceae, Poaceae, *Amaranthus*-Chenopodioideae, Juncaceae y Asteraceae. Varias muestras tienen proporciones polínicas menores de 100 granos, y las proporciones de los granos de polen que caracterizan a estos pastizales están distorsionadas ya que fueron calculadas sobre una suma polínica total que incluyó a los palinomorfos no polínicos y/o a los tipos polínicos arbóreos, exóticos y extra-regionales. Los *campos com espinillo* fueron reconocibles a través de las asociaciones polínicas de *Vachellia caven*, *Prosopis*, *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Parkinsonia aculeata*, sin embargo, no fue posible distinguir estadísticamente los distintos tipos de vegetación locales por medio de los espectros polínicos. Para que el análisis entre el polen y la vegetación pueda emplearse para la interpretación de secuencias fósiles, deberían incluirse los mismos grupos ecológicos, tanto en las sumas polínicas como en los estudios fitosociológicos. De lo contrario, la información obtenida no resulta comparable.

La baja resolución taxonómica de algunos taxones polínicos (Asteraceae subf. Asteroideae, Poaceae, Cyperaceae,

Myrtaceae, Rhamnaceae) y/o la ausencia en el registro polínico de las especies exclusivas que caracterizan a algunos tipos de vegetación o comunidades de los *campos* (*e.g.*, *Sideroxylon obtusifolium* (Humb. ex Roem. & Schult.) T.D. Penn., *Annona maritima* (Záchia) H. Rainer y *Varronia curassavica* Jacq. en los bosques psamófilos; *Ocotea pulchella* (Nees & Mart.) Mez en los bosques ribereños y pantanosos y en las *matas de restinga paludosas*; *Quillaja brasiliensis* (A. St.-Hil. & Tul.) Mart. en los bosques ribereños; y *Juncus acutus* L. en bañados salinos), considerados tipos polínicos "silenciosos", generó una pérdida de información ecológica que imposibilitó diferenciar algunos tipos de vegetación o comunidades solamente por los conjuntos polínicos, como los bosques psamófilos de los serranos (Mourelle y Prieto, 2012, 2016),

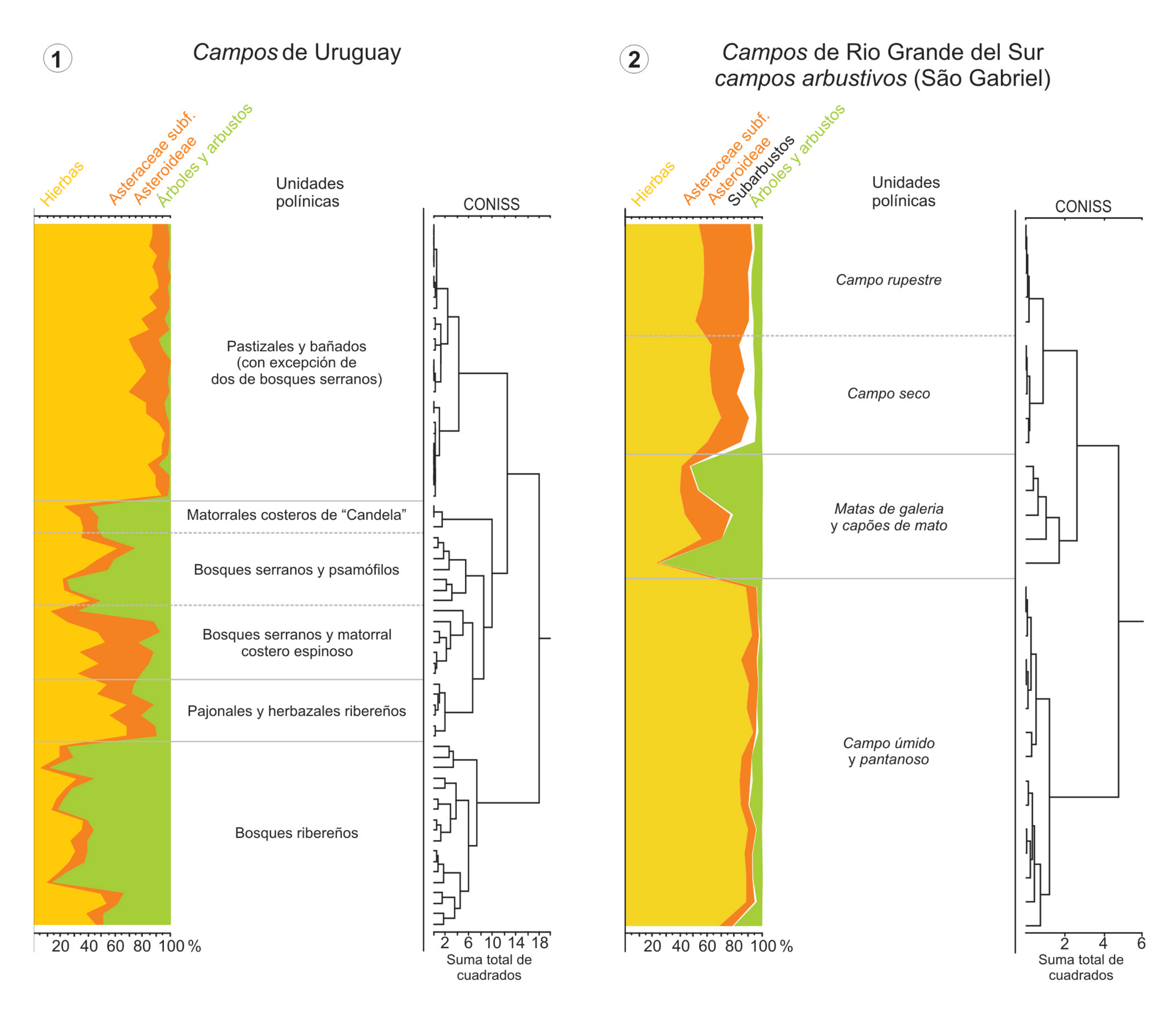


Figura 3. 1, Diagrama polínico resumido en porcentaje para las 68 muestras de superficie que constituyen el modelo de la relación polen-vegetación actual a escala regional para la región de los *campos* de Uruguay. **2,** Diagrama polínico resumido en porcentaje para las 28 muestras polínicas superficiales de los *campos arbustivos* de São Gabriel, RS. Unidades polínicas según análisis de agrupamiento CONISS no restringido. Hierbas incluye principalmente Poaceae, Cyperaceae, Monocotyledoneae, Apiaceae, Chenopodioideae y Rubiaceae; Subarbustos incluye principalmente Asteraceae subf. Cichorioideae; árboles y arbustos incluye principalmente Myrtaceae, *Myrsine*, *Lithraea/Schinus*, *Celtis*, *Dodonaea viscosa*, *Sebastiania/Acanthosyris*, *Phyllanthus sellowianus* y *Cephalanthus glabratus.* Información completa de las variables incluidas en cada grupo de vegetación y de los análisis estadísticos en Mourelle y Prieto (2012, 2016), Mourelle (2015) y Macedo (2018).

o el *campo úmido* del *pantanoso* y las *mata de galería* de los *capões de mato* (Macedo, 2018) (Fig. 3). Un caso semejante ha sido señalado por Medeanic *et al.* (2016) para los *campos litorâneos* donde los distintos ambientes que se desarrollan en el área no se pudieron diferenciar debido a la baja resolución taxonómica de los principales tipos polínicos.

La limitante generada por la baja resolución taxonómica de los principales tipos polínicos que caracterizan a los pastizales se extendió a la imposibilidad de separar los *campos del norte* de los *campos del sur* y de distinguir las unidades de pastizal en Uruguay (Mourelle y Prieto, 2012). Aunque se han intentado diferenciar las distintas unidades de pastizal de los *campos* de RS a partir del estudio morfométrico de los granos de polen de Poaceae exclusivamente (Radaeski *et al.*, 2016), esto no se ha logrado debido al solapamiento de tamaños que presentan estos granos entre las distintas especies de la familia. Por lo tanto, estos resultados no se pueden utilizar para diferenciar los diferentes pastizales y en consecuencia tampoco para la interpretación de las secuencias polínicas fósiles. Tampoco se han podido separar los *campos* de las *pampas* a partir del estudio de los granos de polen de Poaceae de las muestras fósiles (Schüler y Behling, 2011).

Historia de la vegetación durante el Cuaternario tardío

El análisis palinológico de secuencias fósiles provenientes de la región de los *campos* de Uruguay son escasos y aislados, ubicados principalmente en ambientes costeros y de humedales del sur y sureste del país, mientras que en RS el número de sitios analizados es mayor y están ubicados tanto en áreas costeras (*campos litorâneos*) como hacia el interior del estado (*campos dos areais*, *campos com barba-de-bode*, *campos arbustivos* y *campos do centro do Estado*) (Fig. 1; Tab. 1). La mayoría de estas secuencias son "conti-

Tabla 1 – Secuencias palinológicas fósiles en la región de los *campos* de los Pastizales del Río de la Plata

Sitio	*Nombre*	*Ubicación: lat (S); long (O)*	*Elevación (m s.n.m.)*	*Profundidad (cm)*	*Referencias*
Campos del norte					
1	*São Francisco de Assis*	*29° 35'; 55° 13'*	*100*	*380*	*Behling* et al. *(2005)*
2	*São Martinho da Serra*	*29° 27'; 53° 41'*	*450*	*100*	*Bauermann* et al. *(2008)*
3	*São Gabriel (CAS-1)*	*30° 34'; 54° 01'*	*215*	*125*	*Macedo (2018)*
4	*São Gabriel (CAS-2)*	*30° 34'; 53° 59'*	*253*	*115*	*Macedo (2018)*
5	*Caçapava do Sul*	*30° 20'; 53° 18'*	*430*	*150*	*Behling* et al. *(2016)*
6	*Guaîba*	*30° 11'; 51° 22'*	*45*	*312*	*Neves (1998)*
7	*Morro Santana*	*30° 04'; 51° 06'*	*280*	*50*	*Behling* et al. *(2007)*
8	*Águas Claras*	*30° 05';50° 51'*	*18*	*275*	*Bauermann (2003)*
9	*Barrocadas*	*30° 02'; 50° 36'*	*16*	*480*	*Bauermann (2003)*
10	*Passinhos*	*30° 02'; 50° 23'*	*15*	*270*	*Macedo* et al. *(2007)*
11	*Laguna de Tramandaí*	*29° 57'; 50° 10'*	*1*	*540*	*Lorscheitter y Dillenburg (1998)*
12	*Laguna dos Patos*	*30° 50'; 50° 59'*	*-7,70*	*200*	*Cordeiro y Lorscheitter (1994)*
13	*Capão do Leão*	*31° 48'; 52° 25'*	*5*	*412*	*Neves (1998)*
14	*Laguna Formosa*	*31° 48'; 54° 28'*	*123*	*163*	*Mourelle* et al. *(2017)*
Campos del sur					
15	*India Muerta*	*33° 42'; 53° 57'*	*25*	*170*	*Iriarte (2006)*
16	*Rincón Bravo*	*33° 40'; 53° 49'*	*15*	*62*	*Mourelle* et al. *(2015a)*
17	*Laguna Negra*	*33° 56'; 53° 33'*	*7*	*290*	*García-Rodríguez* et al. *(2010)*
18	*Arroyo Solís Grande*	*34° 45'; 55° 25'*	*2*	*736*	*Mourelle* et al. *(2015b)*

nuas" y abarcan el Holoceno Medio y Tardío, mientras que otras presentan hiatos estratigráficos o niveles polínicamente estériles, en consecuencia los registros de la historia de la vegetación son discontinuos (Figs. 4, 5). La integración de estos resultados y la utilización de los modelos actuales han permitido realizar una reconstrucción preliminar de la historia de la vegetación de los *campos* durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno (Fig. 5).

En la zona costera de la región de los *campos* se analizaron bañados salinos (Arroyo Solís Grande; sitio 18, Fig. 4) y lagunas originadas luego del evento regresivo del Holoceno (Laguna Negra; sitio 17; Laguna dos Patos; sitio 12; Laguna de Tramandaí; sitio 11). Los cambios de la vegetación están relacionados con las fluctuaciones del nivel relativo del mar. En áreas más internas de la zona costera de RS se estudiaron *campos pantanosos* (Passinhos; sitio 10; Capão do Leão; sitio 13) y turberas (Águas Claras; sitio 8; Barrocadas; sitio 9), que reflejan la gradual expansión de los bosques psamófilos y *matas de restinga paludosas* sobre los pastizales (Fig. 1; Tab. 1).

Por otra parte, en áreas continentales más internas las secuencias palinológicas reflejaron la respuesta de la vegetación en relación con cambios en la disponibilidad hídrica en el sustrato: *campos pantanosos* (Guaíba; sitio 6; Morro Santana; sitio 7; São Gabriel; sitios 3, 4, Fig. 4) y bañados de agua dulce (Rincón Bravo; sitio 16; India Muerta; sitio 15) (Fig. 1; Tab. 1). Las dos últimas, ubicadas en la cuenca de la Laguna Merín, no mostraron modificaciones de la vegetación relacionadas con la actividad antrópica realizada por los "constructores de cerritos", o bien los sitios de muestreo se ubican relativamente alejados de los sectores que habrían sido utilizados por los grupos indígenas para la horticultura.

Por último, los registros de lagunas internas (Laguna Formosa; sitio 14, Fig. 4) y *campos pantanosos* (São Francisco de Assis; sitio 1; São Martinho da Serra; sitio 2; Caçapava do Sul; sitio 5) han permitido analizar los cambios de la vegetación en función de las forzantes antrópicos y/o climáticos, y establecer posibles patrones de distribución de algunas especies leñosas y sus relaciones fitogeográficas con otras regiones (Fig. 1; Tab. 1).

En forma general, las secuencias estudiadas coinciden en que los pastizales fueron el tipo de vegetación dominante en la región de los *campos* desde el Pleistoceno Tardío (Fig. 5). Aún faltan estudios de la relación polen-vegetación actual para definir a qué tipos de pastizales corresponderían los registros de RS. El desarrollo de especies arbóreo-arbustivas (sitios 1, 6, 9, 14, 16), principalmente en los *campos del norte*, se ha inferido a partir de las secuencias polínicas, no solo como individuos aislados sino como comunidades boscosas en las proximidades los cuerpos de agua dulce (sitio 14). En particular, las asociaciones polínicas en Laguna Formosa (sitio 14) entre 14.570 y 13.500 cal. años AP sugieren vínculos con la Provincia fitogeográfica del Chaco durante ese período (Fig. 5; Tab. 1). Esto es consistente con el registro de macrorrestos para el mismo momento en el norte (localidad Pay Paso; Suárez, 2011) y sur (localidad Santa Lucía; Ubilla *et al.*, 2017) de Uruguay (Fig. 1) (Mourelle *et al.*, 2017).

Durante el Holoceno Temprano y Medio, las comunidades halófitas constituían la vegetación costera de los *campos* debido a una mayor influencia salina en la costa como consecuencia del aumento relativo del nivel del mar (sitios 11, 12, 13, 17, 18). Sin embargo, también se observó el desarrollo de comunidades halófitas en el interior que no tienen análogos modernos (sitio 15). Esta área no fue alcanzada por el mar durante la etapa transgresiva, en consecuencia esas comunidades han sido relacionadas con condiciones climáticas más secas entre *ca.* 7.450 y 4.400 cal. años AP (Iriarte, 2006). Esta interpretación es consistente con las condiciones secas que se habrían extendido hasta *ca.* 5.500 cal. años AP para áreas al norte de los *campos* (Neves, 1998; Behling *et al.*, 2005), así como en áreas adyacentes (Leal y Lorscheitter, 2007), y en los *campos de altitud* (Roth y Lorscheitter, 1993; Behling, 1995, 1997; Behling *et al.*, 2001; Leonhardt y Lorscheitter, 2010; Prado *et al.*, 2013; Scherer y Lorscheitter, 2014). En la región costera de los *campos del norte*, los bañados de agua dulce se fueron estableciendo progresivamente hacia el sur, a *ca.* 5.500 cal. años AP (sitio 11), a *ca.* 4.500 cal. años AP (sitio 12) y a *ca.* 4.100 cal. años AP (sitio 13), junto con la expansión progresiva de un bosque compuesto por elementos del "bosque atlántico lluvioso" y del "bosque estacional" hacia el sur (sitios 8, 12, 13) y hacia el oeste (sitio 6) (Figs. 1, 5). Asimismo, comenzaron a desarrollarse bañados salinos (sitio 18) y comunidades hidrófilas (sitio 17) en la zona costera de los *campos del sur*. Esto refleja la disminución de la

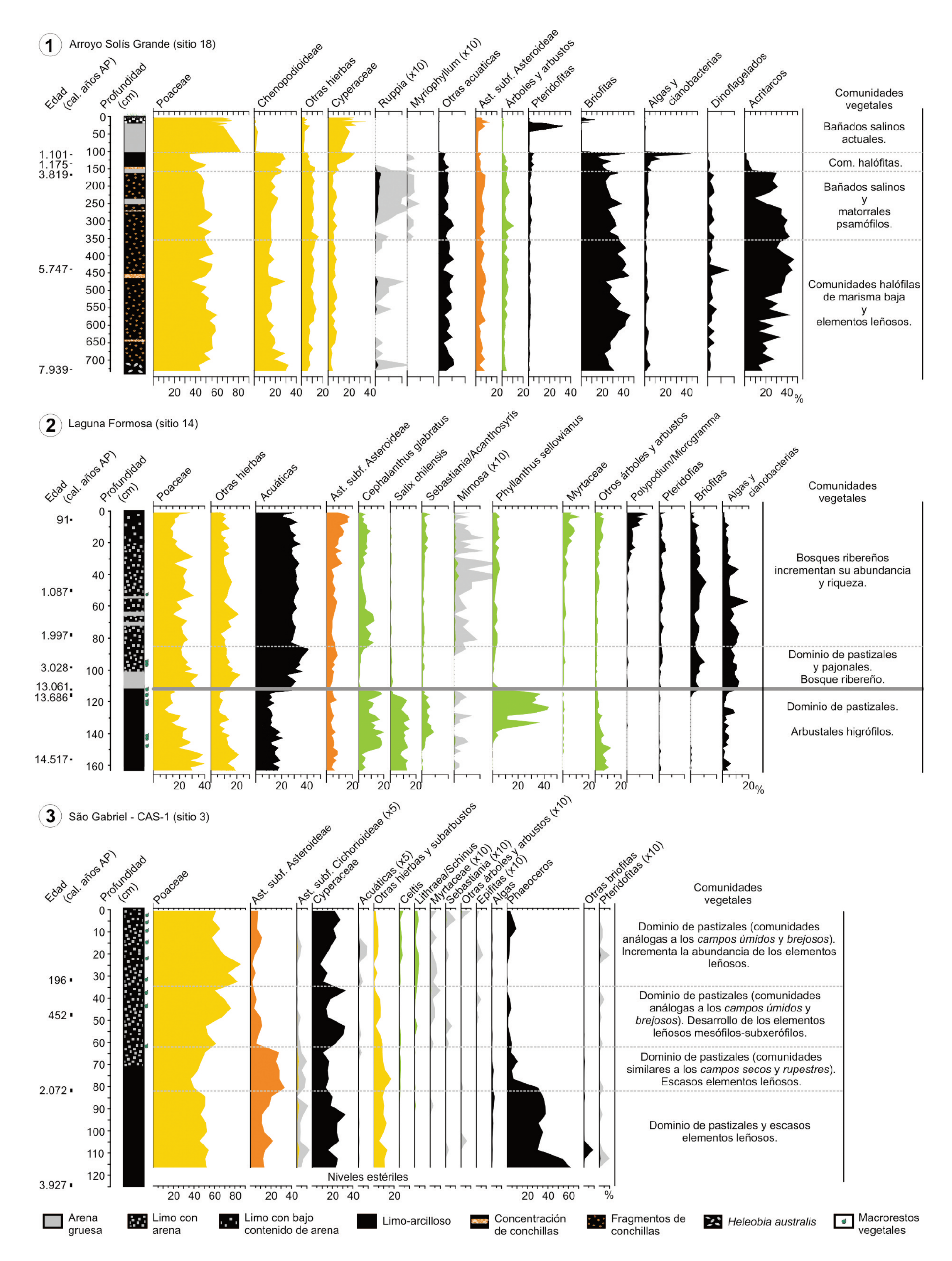


Figura 4. Diagramas palinológicos resumidos en porcentaje de las secuencias: **1,** Arroyo Solís Grande; **2,** Laguna Formosa; y **3,** São Gabriel. Litología y dataciones radiocarbónicas. Modificado de Mourelle *et al.* (2015b, 2017) y Macedo (2018).

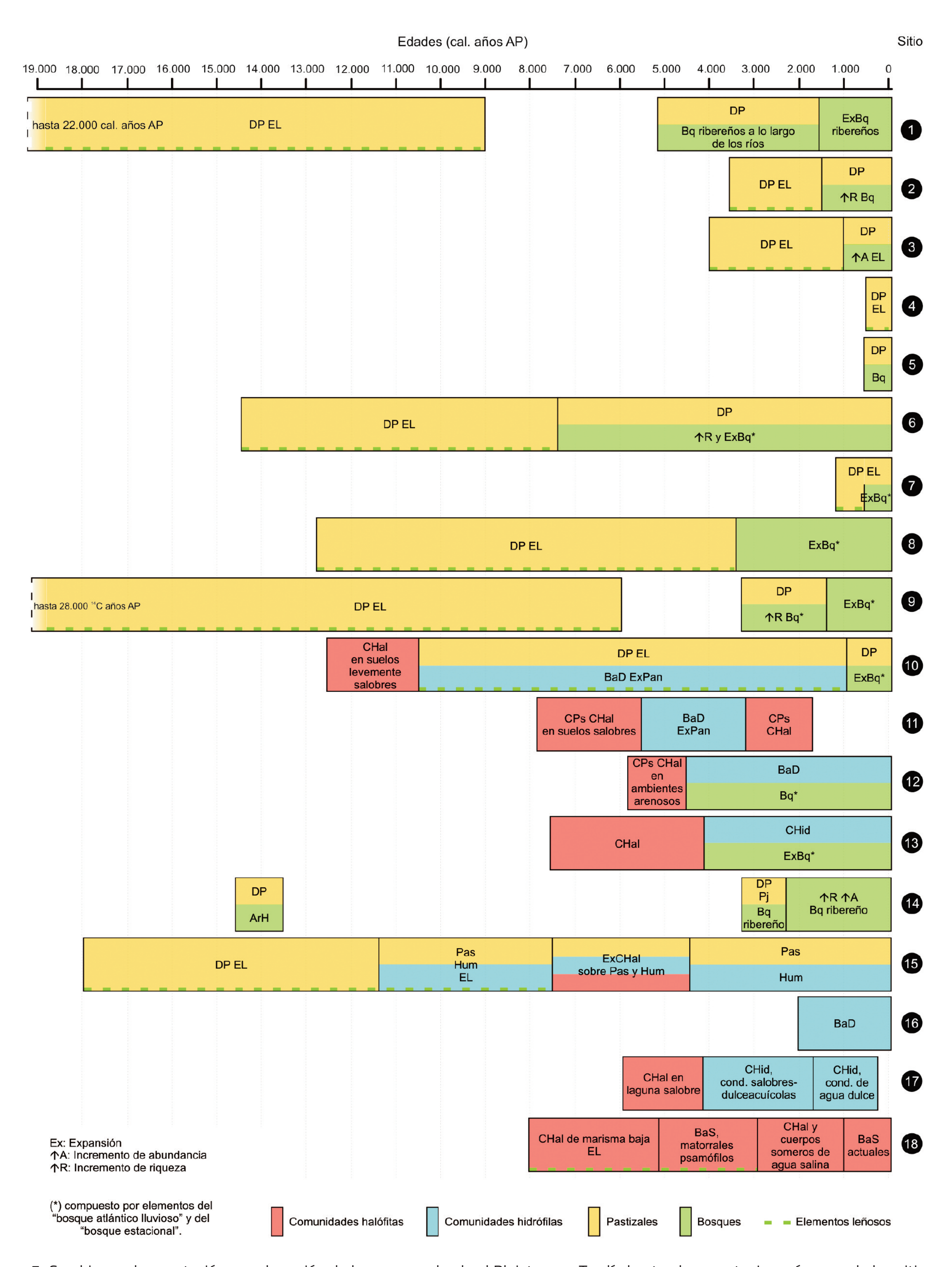


Figura 5. Cambios en la vegetación para la región de los *campos* desde el Pleistoceno Tardío hasta el presente. Los números de los sitios corresponden con los de la Figura 1 y Tabla 1; **ArH,** arbustales hidrófilos; **BaD,** bañados de agua dulce; **BaS,** bañados salinos; **Bq,** bosques; **CHal,** comunidades halófitas; **CHid,** comunidades hidrófilas; **CPs,** comunidades psamófilas; **DP,** dominio de pastizales; **EL,** elementos leñosos; **Hum,** humedales; **Pan,** pantanos; **Pas,** pastizales; **Pj,** pajonales.

influencia marina en relación con el descenso del nivel del mar a partir de *ca.* 5.500 cal. años AP (Cordeiro y Lorscheitter, 1994; Lorscheitter y Dillenburg, 1998; Neves, 1998; Mourelle *et al.*, 2015b). Por otra parte, habría aumentado la riqueza de los elementos leñosos en los *campos del norte* (sitios 2, 6, 8, 9, 14), así como la presencia de bosques ribereños bien desarrollados próximos a los cuerpos de agua (sitios 1, 14).

Posteriormente, para el Holoceno Tardío, el bosque compuesto por elementos del "bosque atlántico lluvioso" y del "bosque estacional" continuó su expansión sobre las planicies costeras de los *campos* de RS y áreas adyacentes (sitios 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13) y se establecieron comunidades hidrófilas en cuerpos de agua protegidos de la acción directa del mar por las barras de arena (sitios 12, 13). En los *campos del norte* se registraba un aumento en la riqueza y/o proporciones de taxones leñosos (sitios 3, 4, 14), en cambio, en los *campos del sur* se desarrollaban bañados de agua dulce (sitio 16) con una disponibilidad variable de agua. El desarrollo de vegetación palustre y elementos leñosos habrían favorecido el establecimiento de los grupos indígenas en la región (Mourelle *et al.*, 2015a). El registro de polen de *Araucaria* en los *campos del norte* desde *ca.* 500 cal. años AP (sitios 5, 14) podría reflejar la presencia de individuos o incluso pequeñas poblaciones de *A. angustifolia* en el área (Behling *et al.*, 2016; Mourelle *et al.*, 2017).

Potencialidades y consideraciones para realizar análisis palinológicos de la región de los campos

Varias características hacen de los *campos* un área apta para la realización de estudios palinológicos actuales y fósiles porque: (1) los pastizales naturales están determinados climáticamente (Bilenca y Miñarro, 2004); (2) presentan heterogeneidad geomorfológica y una densa red hídrica que facilitan el desarrollo de diferentes tipos de vegetación o comunidades para estudiar procesos de producción, dispersión y preservación del polen; (3) toda la riqueza florística se desarrolla en un área de *ca.* 390.000 km^2 y de acceso relativamente sencillo; y (4) existen ambientes como lagunas costeras e interiores, bañados salinos y de agua dulce, pantanos y turberas donde potencialmente se podrían obtener secuencias fósiles que registren los cambios de la vegetación y el ambiente durante del Cuaternario tardío.

Si bien existen algunas dificultades en el análisis de la relación polen-vegetación actual de los *campos*, relacionadas con el impacto humano y la limitada resolución taxonómica de algunos tipos polínicos, esto no ha impedido estudiar las relaciones entre el polen y la vegetación actual, tanto cualitativa como cuantitativamente. La utilización de algunos de estos modelos actuales ha permitido realizar interpretaciones más ajustadas de las secuencias palinológicas fósiles para reconstruir la historia de la vegetación de la región de los *campos* desde el Pleistoceno Tardío. Los cambios de la vegetación fueron relacionados con forzantes abióticos (cambios en el nivel relativo del mar o en las condiciones climáticas) y bióticos (antrópicos), y se han postulado posibles rutas de migración de las distintas especies y vinculaciones de los *campos* con otras regiones fitogeográficas (*e.g.*, bosque atlántico lluvioso y bosque estacional, campos de altitud, provincias fitogeográficas Chaqueña y Paranaense).

Sin embargo, la comparación e integración de la información disponible obtenida a partir del análisis palinológico, tanto actual como fósil, se ha visto dificultada porque en los trabajos se han utilizado metodologías y criterios diferentes. En este sentido, se puntualizan a continuación aquellos aspectos que podrían considerarse en futuros trabajos, los que seguramente permitirán una interpretación más ajustada de la información paleoecológica disponible.

Una de las dificultades observada en el análisis de los espectros polínicos de los *campos* fue la de identificar si la dominancia de algún taxón reflejaba ajustadamente la cobertura de la planta parental dominante en la vegetación, o si por el contrario este taxón estaba sobre-representado y distorsionaba la proporción de los otros, en cuyo caso lo recomendable sería excluirlo de la suma polínica total. La presencia de tipos polínicos dominantes en las muestras de superficie se relacionó principalmente con el tipo de polinización anemófila que presentan sus plantas parentales (*e.g.*, Cyperaceae en los bañados de agua dulce), mientras que otros taxones frecuentes en la vegetación, con tipo de polinización zoófila, se encontraron sub-representados (*e.g.*, Fabaceae subf. Faboideae en pastizales; *Erythrina crista-galli* en los bosques ribereños) (Mourelle y Prieto, 2012).

Sin embargo, la sobre o sub-representación de los distintos tipos polínicos puede variar al analizar los espectros

polínicos fósiles, principalmente relacionado con las características del sitio de muestreo. Esto fue observado en los *campos del norte* (Fig. 1, sitios 3, 4, 14) donde la señal polínica de los pastizales dominantes está sub-representada en los registros fósiles en un grado más o menos significativo en función de la densidad del bosque ribereño que rodeó al cuerpo de agua muestreado (Mourelle *et al.*, 2017; Macedo, 2018). Como se ha demostrado en el modelo polínico actual, la representación de los taxones arbóreo-arbustivos no solo depende de la distancia al sitio de muestreo, sino también de la altura máxima de las plantas y su ubicación en el bosque (higrófilas o mesófilas), las que condicionan la dispersión polínica (Mourelle y Prieto, 2016; Mourelle *et al.*, 2017; Macedo, 2018). Por lo tanto, la exclusión de estos taxones dominantes de la suma polínica total en las secuencias fósiles deberá ser considerada para cada caso en particular luego de realizar un estudio de la relación entre el polen y la vegetación actual, idealmente cuantitativo.

En este contexto, es fundamental ampliar el conocimiento sobre la relación polen-vegetación actual para identificar cuáles taxones están bien, sobre o sub-representados en cada tipo de vegetación, aumentando la fidelidad de las interpretaciones paleoecológicas. Algunas veces en el espectro polínico el conjunto de acompañantes es tan o más significativo que las variaciones de las proporciones de los taxones dominantes.

Conocer cuáles son los taxones polínicos "silenciosos", que corresponden a plantas presentes en la vegetación pero cuyos granos no se encuentran en los espectros polínicos, es importante para poner el foco del análisis en otros tipos polínicos y evaluar así cuáles de ellos permiten identificar distintos tipos de vegetación o comunidades. No obstante, es indispensable tener siempre en cuenta que la ausencia de determinados tipos polínicos en los espectros (tanto actuales como fósiles) no refleja la ausencia de las plantas parentales en la vegetación (actual o pasada). Esto resalta la importancia de identificar esos tipos polínicos claves que, aunque en bajas proporciones, desde el punto de vista cualitativo puedan ser indicadores del desarrollo de distintos tipos de vegetación en el pasado.

Por otro lado, la utilización de sumas polínicas menores de 100 granos en los análisis cuantitativos de secuencias polínicas fósiles (*e.g.*, Suárez, 2011; Rodríguez-Gallego *et al.*, 2012; Behling *et al.*, 2016) no son recomendables para explicar cambios paleoambientales y deben considerarse con precaución. Los modelos polínicos actuales han demostrado que esas sumas no son suficientes para reflejar adecuadamente a la vegetación. Sobre la base de nuestros resultados se recomiendan sumas polínicas no menores de 300 granos por muestra.

De acuerdo con el modelo polínico actual regional para la región de los *campos* de Uruguay (Mourelle y Prieto 2012, 2016), algunos taxones polínicos con baja dispersión (*e.g.*, taxones palustres como *Polygonum* y *Myriophyllum*, o arbóreo-arbustivos como Rhamnaceae y *Daphnopsis racemosa*) y las esporas (*e.g.*, *Phaeoceros*, *Ricciaceae* e *Isoetes*) representan a la vegetación local y están relacionados con características edáficas locales. En consecuencia, las variaciones en sus proporciones en las secuencias fósiles no deberían ser empleadas por sí solas como indicadoras de posibles cambios climáticos regionales, como fueron utilizadas por ejemplo por Medeanic *et al.* (2001).

En este sentido, cabe resaltar que las altas frecuencias relativas de *Phaeoceros* han sido utilizadas en secuencias polínicas fósiles de los *campos* y áreas adyacentes como indicadoras de condiciones climáticas cálidas y secas (Behling *et al.*, 2005; Macedo *et al.*, 2010) o menos húmedas (Evaldt *et al.*, 2014). No obstante, estas altas proporciones de *Phaeoceros*, asociadas a una baja concentración polínica, podrían relacionarse con una preservación diferencial del polen como consecuencia de procesos tafonómicos sin- y post-depositacionales, como en São Gabriel (Fig. 4), ya que la proporción de estas esporas en las muestras polínicas superficiales es relativamente baja (Mourelle y Prieto, 2012, 2016; Macedo, 2018). Las esporas tienen una mayor capacidad de preservación en relación con el polen (*e.g.*, Fægri e Iversen, 1989; Traverse, 2007), por lo que la sobre-representación en los espectros fósiles no debería emplearse como indicadores paleoambientales.

PERSPECTIVAS Y CONSIDERACIONES FINALES

Durante los últimos 20 años, los análisis palinológicos fósiles en la región de los *campos* de los PRP han provisto información sobre los cambios de la vegetación desde el Pleistoceno Tardío, complementando así los estudios que se han realizado en las *pampas* y el sudeste de América del

Sur en general. Sin embargo, estos estudios aún son escasos en relación con la diversidad vegetal que existe en los *campos* y siguen siendo numerosos los interrogantes sin responder. Incluso hasta muy recientemente no existían estudios de la relación entre el polen y la vegetación actual que pudiesen ser empleados para interpretar los registros fósiles.

Aún quedan por estudiar varios tipos de vegetación que se desarrollan en los *campos*, principalmente en la zona occidental de Uruguay así como en varias unidades de pastizal de RS. Analizar en ellas los fenómenos de dispersión, depositación y preservación polínica permitirá ampliar el modelo polínico regional y obtener nueva información ecológica para ajustar la interpretación de las secuencias fósiles.

Diferenciar las distintas unidades de pastizal de RS a partir de los espectros polínicos actuales constituirá la base para comprender la evolución de los pastizales durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno. Hasta la actualidad estos pastizales se han agrupado en los registros fósiles bajo la denominación de "campos" sin ningún tipo de diferenciación. Sin embargo, los modelos polínicos actuales para RS (Macedo, 2018) muestran que es posible diferenciar distintos tipos de pastizales incluso dentro de una unidad de pastizal y abre una nueva perspectiva en la interpretación de los registros polínicos del Cuaternario de esta región.

Asimismo, existen numerosos ambientes que tienen gran potencial para obtener secuencias fósiles. Nuevos estudios palinológicos en los *campos del norte* para el Pleistoceno Tardío y Holoceno permitirán profundizar sobre el origen y la evolución de la flora leñosa del área, así como establecer posibles conexiones con otras provincias fitogeográficas como la Chaqueña y la Paranaense.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte de la tesis doctoral de R.B. Macedo. Fue financiado parcialmente por subsidios de CNPq (141193/2010-7), FAPERGS (10121-19), FONCYT (PIP 950/14), UNMDP (Exa 807/16) y PD-NAC-2015-1-108260 (ANII, Uruguay). A los revisores por sus comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

Ab' Sáber, A. 2005. *Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas*. Ateliê, São Paulo, 160 p.

Andrade, B.O., Koch, C., Boldrini, I.I. *et al.* 2015. Grassland degradation and restoration: a conceptual framework of stages and thresholds illustrated by southern Brazilian grasslands. *Natureza & Conservação* 13: 95–104.

Bauermann, S.G. 2003. [*Análises palinológicas e evolução paleovegetacional e paleoambiental das turfeiras de Barrocadas e Águas Claras, Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil*. Tesis Doctoral, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 137 p. Inédita.].

Bauermann, S.G., Macedo, R.B., Behling, H., Pillar, V.D. y Neves, P.C.P. 2008. Dinâmicas vegetacionais, climáticas e do fogo com base em palinologia e análise multivariada no Quaternário tardio do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11: 87–96.

Behling, H. 1995. Investigations into the Late Pleistocene and Holocene history of vegetation and climate in Santa Catarina (S Brazil). *Vegetation History and Archaeobotany* 4: 127–152.

Behling, H. 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history in the Araucaria forest and Campos region from Sierra Campos Gerais (Paraná), S Brazil. *Rewiew of Paleobotany and Palynology* 97: 109–121.

Behling, H., Bauermann, S.G. y Neves, P.C.P. 2001. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 631–639.

Behling, H., Pillar, V.D. y Bauermann, S.G. 2005. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 133: 235–248.

Behling, H., Pillar, V.D., Müller, S.C. y Overbeck, G.E. 2007. Late–Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: implications for conservation. *Applied Vegetation Science* 10: 81–90.

Behling, H., Verissimo, N., Bauermann, S., Bordignon, S. y Evaldt, A. 2016. Late Holocene vegetation history and early evidence of *Araucaria angustifolia* in Caçapava do Sul in the lowland region of Rio Grande do Sul state, Southern Brazil. *Brazilian archives of biology and technology* 59. Doi: 10.1590/1678-4324-2016150264.

Bilenca, D. y Miñarro, F. 2004. *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 353 p.

Boldrini, I.I. 2009. A flora dos Campos do Rio Grande do Sul. En: V. de P. Pillar, S.C. Müller, Z.M.de S. Castilhos, y A.V.A. Jacques (Eds.), *Campos Sulinos, conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasilia, p. 63–77.

Boldrini, I.I., Ferreira, P.M.A., Andrade, B.O. *et al.* 2010. *Bioma Pampa: diversidade florística e fisionômica*. Pallotti, Porto Alegre, 64 p.

Brussa, C.A. y Grela, I. 2007. *Flora Arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA, Montevideo, 544 p.

Burkart, A. 1975. Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon* 24: 53–66.

Chebataroff, J. 1960. *Tierra Uruguaya*. Talleres Don Bosco, Montevideo, 449 p.

Cordeiro, S.H. y Lorscheitter, M.L. 1994. Palynology of Lagoa dos Patos sediments, Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of Paleolimnology* 10: 35–42.

Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R. *et al.* 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.

del Puerto, O. 1987. *Vegetación del Uruguay*. Facultad de Agronomía, Montevideo, 16 p.

Evaldt, A.C.P., Bauermann, S.G. y Souza, P.A. 2014. Registros polínicos para o Holoceno tardio da Região da Campanha (Rio Grande do Sul, Brasil) e seu significado na história dos paleoambientes da Savana Estépica Parque. *Revista Brasileira de Paleontologia* 17: 183–194.

Fægri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons, New York, 328 p.

García-Rodríguez, F., Stutz, S., Inda, H. *et al.* 2010. A multiproxy approach to inferring Holocene paleobotanical changes linked to sea-level variation, paleosalinity levels, and shallow lake alternative states in Negra Lagoon, SE Uruguay. *Hydrobiologia* 646: 5–20.

Gautreau, P. 2014. *Forestación, territorio y ambiente. 25 años de silvicultura transnacional en Uruguay, Brasil y Argentina*. Trilce, Montevideo, 296 p.

Hasenack, H., Weber, E., Boldrini, I.I. y Trevisan, R. 2010. *Mapa de sistemas ecológicos da ecorregião das savanas uruguaias em escala 1:500.000 ou superior e relatório técnico descrevendo insumos utilizados e metodologia de elaboração do mapa de sistemas ecológicos*. World Wide Web: http: //www.ecologia.ufrgs.br.

IBGE 2004. *Mapa de Biomas do Brasil.* World Wide Web: ftp://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/vegetacao/mapas/brasil/biomas.pdf.

Iriarte, J. 2006. Vegetation and climate change since 14.810 ^{14}C yr. B.P. in southeastern Uruguay and implications for the rise of early Formative societies. *Quaternary Research* 65: 20–32.

Leal, M.G. y Lorscheitter, M.L. 2007. Plant succession in a forest on the Lower Northeast Slope of Serra Geral, Rio Grande do Sul, and Holocene palaeoenvironments, Southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 21: 1–10.

León, R.J.C. 1991. Río de la Plata grasslands. En: R.T. Coupland (Ed.), *Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, p. 369–376, 380–387.

Leonhardt, A. y Lorscheitter, M.L. 2010. The last 25,000 years in the Eastern Plateau of Southern Brazil according to Alpes de São Francisco record. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 454–463.

Lezama, F., Altesor, A., Pereira, M. y Paruelo, J.M. 2011. Capítulo I. Descripción de la heterogeneidad florística de los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: A. Altesor, W. Ayala y J.M. Paruelo (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA-INIA, Montevideo, p. 15–32.

Lorscheitter, M.L. y Dillenburg, S.R. 1998. Holocene palaeoenvironments of the northern coastal plain of Rio Grande do Sul, Brazil, reconstructed from palynology of Tramandaí lagoon sediments. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 11: 73–97.

Macedo, R.B. 2018. [*Reconstrução da vegetação nos campos arbustivos de São Gabriel, RS, durante o Holoceno Tardio: interpretações palinológicas calibradas por meio de análogos modernos).* Tesis Doctoral, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 111 p. Inédita.].

Macedo, R.B., Cancelli, R.R., Bauermann, S.G., Neves, P.C.P. y Bordignon, S.A.L. 2007. Palinologia de níveis do Holoceno da Planície Costeira do Rio Grande do Sul (localidade de Passinhos), Brasil. *Gaea* 3: 68–74.

Macedo, R.B., Souza, P.A., Bauermann, S.G. y Bordignon, S.A.L. 2010. Palynological analysis of a late Holocene core from Santo Antônio da Patrulha, Rio Grande do Sul, Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 731–745.

Medeanic, S. 2004. The distribution of palynomorphs in the superficial sediments on the margin of the Patos lagoon estuary, RS, Brazil, as compared with the actual vegetation. *Iheringia, Série Botânica* 59: 183–200.

Medeanic, S. 2006. The palynomorphs from surface sediments of intertidal marshes in the estuarine part of the Patos lagoon. *Iheringia, Série Botânica* 61: 49–62.

Medeanic, S., Costa, C.S.B. y Diniz, D. 2016. Modern pollen-vegetation relationships in saltmarsh habitats along a salinity gradient of a fluvial estuary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 233: 67–76.

Medeanic, S., Dillenburg, S.R. y Toldo-Junior, E.E. 2001. Novos dados palinológicos da transgressão marinha pós-glacial em sedimentos da Laguna dos Patos, RS, Brasil. *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências* 6: 64–76.

MGAP-DIEA. 2011. Censo General Agropecuario 2011. Resultados definitivos. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo, 142 p.

Modernel, P., Rossing, W.A.H., Coorbels, M., Dogliotti, S., Picasso, V. y Tittonell, P. 2016. Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Lettters* 11: 1–21.

Mourelle, D. 2015. [*Cambios de la vegetación de la región de los campos de Uruguay en respuesta a diferentes forzantes durante el Holoceno*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 111 p. Inédita.].

Mourelle, D. y Prieto, A.R. 2012. Modern pollen assemblages of surface samples and their relationships to vegetation in the *campos* region of Uruguay. *Review of Palaeobotany and Palynology* 181: 22–33.

Mourelle, D. y Prieto, A.R. 2016. Pollen and spores from surface samples in the campos region of Uruguay and their paleoecological implications. *Acta Botanica Brasilica* 30: 351–370.

Mourelle, D., Prieto, A.R. y García-Rodríguez, F. 2015a. Cambios de la vegetación en la cuenca de la Laguna Merín, Uruguay, durante los últimos *ca.* 2000 cal. años AP. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18: 509–520.

Mourelle, D., Prieto, A.R. y García-Rodríguez, F. 2017. Riparian woody vegetation history in the *campos* region, Southeastern South America, during two time windows: late Pleistocene and late Holocene. *Quaternary Science Reviews* 167: 14–29.

Mourelle, D., Prieto, A.R., Pérez, L., García-Rodríguez, F. y Borel, C.M. 2015b. Mid and late Holocene multiproxy analysis of environmental changes linked to sea-level fluctuation and climate variability of the Río de la Plata estuary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 421: 75–88.

Neves, P.C.P. das. 1998. [*Palinologia de sedimentos quaternários no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil: Guaíba e Capão do Leão.* Tesis Doctoral, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 319 p. (volume I) Inédita.].

Overbeck, G.E., Müller, C.S., Fidelis, A. *et al.* 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian *Campos. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.

Prado, L.F., Wainer, I., Chiessi, C.M., Ledru, M.P. y Turcq, B. 2013. A mid–Holocene climate reconstruction for eastern South America. *Climate of the Past* 9: 2117–2133.

Radaeski, J.N., Bauermann, S.G. y Pereira, A.B. 2016. Poaceae pollen from Southern Brazil: distinguishing grasslands (campos) from forests by analyzing a diverse range of Poaceae species. *Frontiers in Plant Science* 7: 1–18.

Rodríguez-Gallego, L., Masciadri, S. y Nin, M. 2012. Modern vegetation and pollen relationships in four southwestern atlantic coastal lagoons. *Estuaries and Coasts* 35: 785–798.

Roth, L. y Lorscheitter, M.L. 1993. Palynology of a bog in Parque Nacional de Apartados da Serra, East Plateau of Rio Grande do Sul, Brazil. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 39–69.

Scherer, C. y Lorscheitter, M.L. 2014. Vegetation dynamics in the

southern Brazilian highlands during the last millennia and the role of bogs in *Araucaria* forest formation. *Quaternary International* 325: 3–12.

Schüler, L. y Behling, H. 2011. Poaceae pollen grain size as a tool to distinguish past grasslands in South America: a new methodological approach. *Vegetation History and Archaeobotany* 20: 83–96.

Setubal, R.B. y Boldrini, I.I. 2012. Phytosociology and natural subtropical grassland communities in a granitic hill in southern Brazil. *Rodriguésia* 63: 513–524.

Silva-Filho, P.J.S., Macedo, R.B., Vieira, M. S. y Neves, P.C.P. das. 2017. Florística e estrutura da vegetação campestre nos campos arbustivos de São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 72: 351–372.

Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. En: R.T. Coupland (Ed.), *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*. *Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, p. 367–369.

Suárez, R. 2011. Paleoambientes y cambio climático. La interface Pleistoceno-Holoceno en Uruguay. En: R. Suárez (Ed.), *Arqueología durante la Transición Pleistoceno Holoceno: Componentes Paleoindios, Organización de la Tecnología y Movilidad de los Primeros Americanos*. British Archaeological Reports 2220, Oxford, p. 59–78.

Traverse, A. 2007. *Paleopalynology*. Springer, New York, 813 p.

Ubilla, M., Rinderknecht, A., Corona, A. y Perea, D. 2017. Mammals in Last 30 to 7 ka Interval (Late Pleistocene–Early Holocene) in Southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): Last Occurrences, Climate, and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*. Doi: 10.1007/s10914-017-9380-2.

Doi: 10.5710/PEAPA.28.05.2018.258

Recibido: 22 de noviembre de 2017

Aceptado: 28 de mayo de 2018